

## **Capítulo VII**

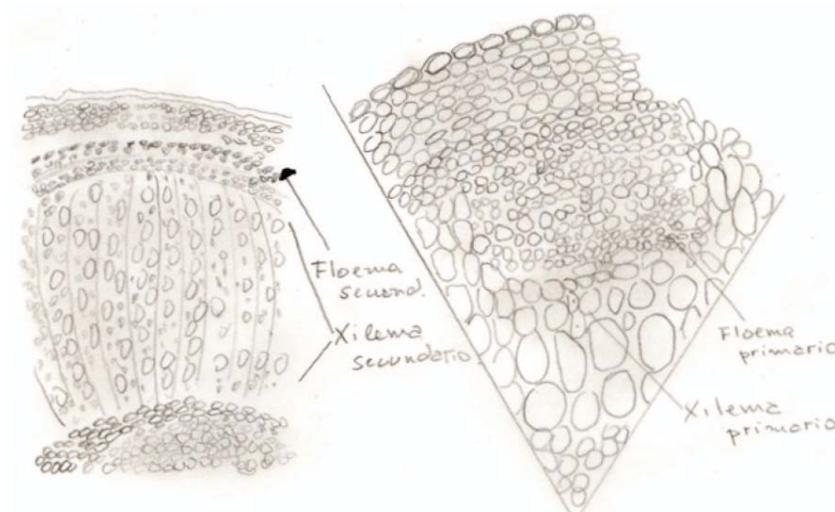
### **Transporte a Través del Floema**

Victor H. Argandoña<sup>1</sup> y Herman Silva-Robledo<sup>2</sup>

#### **INTRODUCCIÓN**

La necesidad de energía de los tejidos no fotosintéticos hace necesario la existencia de un sistema de transporte de fotosintetatos, desde sitios de síntesis o almacenamiento (fuentes). Ni los procesos de difusión ni el transporte célula a célula son eficaces para mover los compuestos orgánicos a distancias que oscilan entre unos centímetros a decenas de metros. Sólo un sistema de flujo provee una cantidad necesaria para satisfacer los requerimientos de los distintos tejidos.

Los compuestos carbonados producidos por la actividad fotosintética foliar son distribuidos a través de la planta por el floema. Este proceso se denomina translocación o transporte. Mientras el movimiento de agua y sales minerales y algunos nutrientes orgánicos (Kehr et al. 2005) es generado por un gradiente de presión negativa (tensión) en el xilema, el movimiento a través del floema es generado por un gradiente de presión hidrostática positiva (Fig. 1).



**Fig. 1.** Esquema de corte transversal de tallo de planta que tiene crecimiento primario y secundario.

<sup>1</sup> Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Las Palmeras 3425, Santiago, Chile.  
E-mail: vargando@uchile.cl

<sup>2</sup> Departamento de Producción Agrícola, Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Chile,  
hsilva@uchile.cl

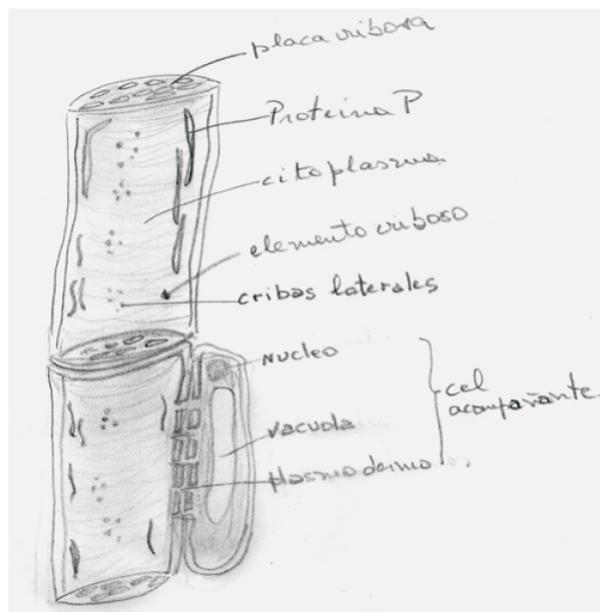
Las moléculas orgánicas tales como azúcares, aminoácidos, hormonas y ARN mensajero son transportadas por el floema a través de los elementos de los tubos cribosos. El compuesto principal transportado a través del floema es la sacarosa. Se ha establecido una serie de diferencias en el transporte a través del xilema y el transporte a través del floema (Tabla 1).

**Tabla 1.** Comparación del transporte entre floema y xilema.

Floema	Xilema
1.- Los conductos son células vivas -Células cribosas (Gimnospermas). -Elemento criboso (Angiospermas). -Células acompañantes	1.- Los conductos son células muertas - Traqueidas - Elementos de los vasos
2.- Para el transporte de compuestos orgánicos.	2.- Para el transporte de agua minerales y algunos nutrientes orgánicos.
3.- El movimiento es bidireccional	3.- El movimiento es unidireccional
4.- La conducción es lenta, la tasa máxima de flujo es $1,5 \text{ m h}^{-1}$	4.- La conducción es rápida, la tasa

### EL FLOEMA COMO SISTEMA CONDUCTOR

El floema es un sistema conductor continuo constituido por células vivas: elementos o tubos cribosos, células acompañantes y parénquima, que se extiende por todos los órganos de las plantas, llegando a los ápices de tallos y raíces. Los elementos cribosos se conectan a través de paredes terminales perforadas conocidas como placas cribosas para formar un continuo funcional de células conectadas estrechamente a las células acompañantes nucleadas y elementos parenquimáticos asociados (Fig. 2).



**Fig. 2.** Esquema de los componentes anatómicos del floema.

### Desarrollo del floema

Durante la diferenciación, los tubos cribosos pierden organelos y en la madurez funcionan como conductos anucleados a través del cual los solutos son transportados desde la fuente (o exportador) a la demanda (importador). Durante la maduración de los tubos cribosos, ocurre la

autólisis parcial del protoplasto resultando un componente reducido de organelos comprimidos a la membrana celular, retículo endoplásmico y plastidios de reserva del almidón. Esta delgada capa de organelos, se denomina placa parietal y proporciona el único medio de continuidad de membranas entre tubos cribosos y células acompañantes. Debido a la íntima conexión estructural y funcional de este complejo se considera como una unidad funcional del floema. La proporción de cada tipo de células del floema varía según la especie y el órgano considerado, estimándose que el porcentaje de tubos cribosos en tallos de vegetales superiores varía entre 20 y 80% del total de tejido contenido en un corte transversal del tallo. Diversos autores enfatizan la importancia de determinar la proporción real de tubos cribosos para estudios cuantitativos que requieren estimar el transporte por flujo de masas a través de estas células del floema.

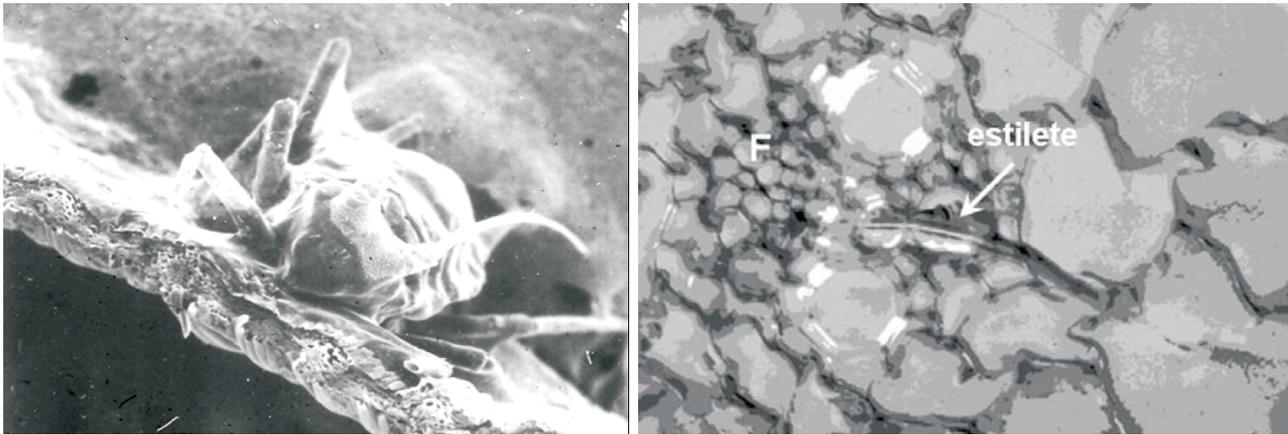
La formación de la placa cribosa comienza con pequeñas sedimentaciones de un polímero de glucosa llamado callosa alrededor de los plasmodesmos adquiriendo posteriormente la forma de un poro a través del cual pasa plasmalema estableciendo una continuidad entre una célula y la adyacente.

En los elementos cribosos se encuentra una sustancia fibrilar de naturaleza proteica llamada proteína P. Esta proteína obstruye los tubos cribosos cuando son dañados.

### **MÉTODOS DE ESTUDIO**

En el siglo XVII, Malpighi, demostró que la eliminación de un anillo de la corteza del tallo no tiene efecto sobre el transporte ascendente del xilema, pero produce un hinchamiento en la región superior a este anillo. En 1928, Mason y Maskell, demostraron que el anillamiento interrumpe el transporte basípeto de azúcares. Actualmente el anillado es una práctica agronómica frecuente en diversos frutales y especialmente en vides, en que se ha demostrado el efecto positivo de esta acción que favorece el crecimiento de la baya. La demostración de que los elementos cribosos del floema secretan un fluido rico en azúcares al seccionarlos, llevó a la conclusión de que el floema es un sistema de transporte de fotosintetatos. Evidencias más convincentes del papel del floema en el transporte de asimilados se obtuvo con marcadores radioactivos (Aoki et al. 2005) como sacarosa con C14 confirmaron el movimiento de sustancias por el floema y específicamente por los tubos cribosos del floema. Antes que estos marcadores estuvieran disponibles, se usaban cortes en la planta intacta para la introducción de colorantes y otras sustancias para intentar estudiar ciertos fenómenos de transporte. Sin embargo cuando las altas presiones hidrostáticas de los tubos cribosos son liberados en el momento del corte, se elimina su contenido, alterando considerablemente el sistema. Este fenómeno es el responsable de la formación de tapones mucilaginosos en los elementos cribosos dañados. Con la utilización de marcadores radiactivos, es posible experimentar ahora con plantas enteras y obtener así una comprensión de los fenómenos normales de transporte. Los resultados confirman el movimiento de dichas sustancia es por el floema. Este y otros estudios han demostrado que los azúcares son transportados por los tubos cribosos del floema.

Parte importante de la información del movimiento de sustancias por el floema ha sido obtenida de estudios realizados con áfidos, pequeños insectos que se alimentan del jugo o savia elaborado por las plantas (Gould et al. 2004). La mayoría de los áfidos se alimentan de la solución que fluye a través de los elementos del floema (Fig. 3). Cuando estos áfidos insertan sus piezas bucales o estiletes, en el tallo u hoja, los extienden hasta que sus puntas perforan un tubo criboso de conducción. La presión de turgencia de los tubos cribosos fuerza entonces la savia del tubo criboso a pasar a través del aparato digestivo del áfido. Si los áfidos que se alimentan son anestesiados y separados de sus estiletes suele continuar la exudación. Esta exudación se puede colectar de los extremos cortados del estilete con una micropipeta. Los análisis de exudaciones obtenidas por este procedimiento revelan que la savia del tubo criboso contiene más del 90% de azúcares, principalmente sacarosa, menos de 1% de aminoácidos y otras sustancias nitrogenadas. En otras



**Fig. 3.** Áfido enterrando su estilete. Izquierda: Foto obtenida por microscopía electrónica de un pulgón introduciendo su estilete a través de los tejidos de la hoja en busca del elemento criboso. Derecha: Microfotografía de un estilete de áfido llegando al floema (V.H. Argandoña).

plantas también es posible encontrar otros oligosacáridos, por ejemplo rafinosa y estaquiosa (Tabla 2).

**Tabla 2.** Composición del jugo floemático de higuera (*Ricinus communis*), obtenido como exudado de corte transversal del floema (según Hall y Baker, 1972).

Componente	Concentración (mg mL <sup>-1</sup> )
Azúcares	80 – 106,0
Aminoácidos	5,2
Acidos orgánicos	2 – 3,2
Proteínas	1,45 – 2,20
Potasio	2,3 – 4,4
Cloruros	0,355 – 0,675
Fosfatos	0,350 – 0,550
Magnesio	0,109 – 0,122

Los datos obtenidos de estudios que utilizan áfidos y marcadores radioactivos, indican que en el floema las velocidades del movimiento axial de los productos son particularmente rápidas. Por ejemplo, en una serie de experimentos que utilizaron estiletes de áfidos, se estimó que la savia de los tubos cribosos se estaba moviendo a una velocidad de 100 cm por hora en la zona de los estiletes.

### RELACIÓN FUENTE - DESTINO

Las células vegetales producen carbohidratos por la fijación de dióxido de carbono durante la fotosíntesis. En las plantas superiores, sin embargo, no todas las células son fotosintéticamente activa: las raíces, las estructuras reproductoras, los órganos en desarrollo y los tejidos de reserva dependen del aporte de carbohidratos sintetizados a nivel foliar y/o en tejido fotosintético. Las hojas adultas producen mayor cantidad de carbohidratos que los necesarios para su crecimiento y sobrevivencia, el cual es exportado a otras partes de la planta. La fuente, corresponde al tejido fotosintéticamente activo que se constituye en un exportador neto. La hoja que en su fase juvenil genera demanda y en su fase adulta se constituye en la fuente. El destino (demanda) está representada por órganos de reserva, meristemas o frutos e incluso las hojas en formación, por lo tanto se constituyen en importadores netos y generalmente no autotróficos.

La fuerza de la demanda de un órgano, es una medida de su capacidad para absorber

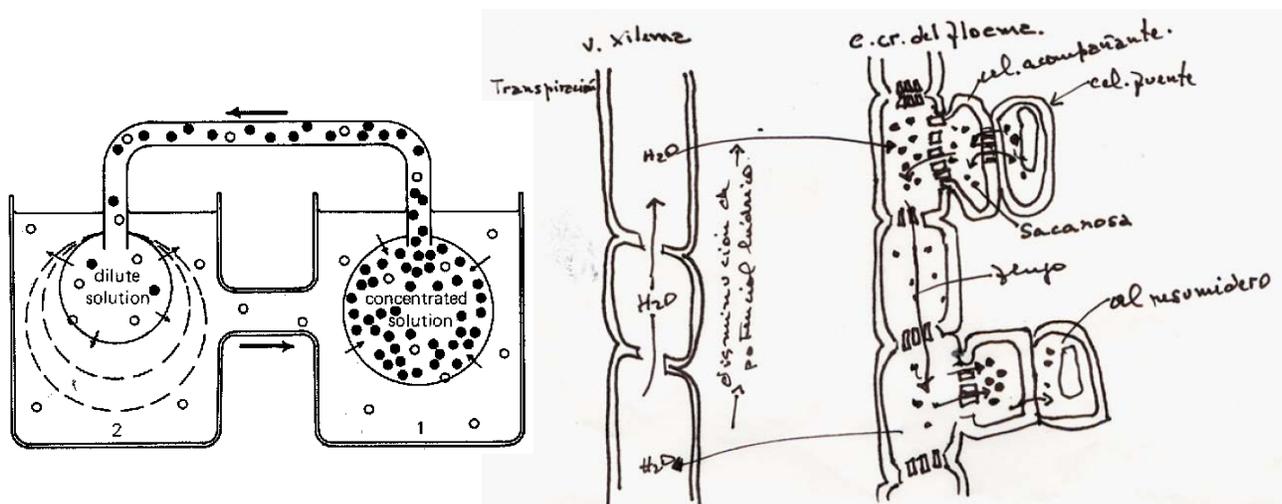
fotoasimilados. Se puede expresar en función del tamaño o de su masa y por su actividad o tasa de captación. Situación que cambia con el tiempo, probablemente determinada por la fenología de la especie, por ejemplo, la formación de granos se constituye en un gran demandador de asimilados, que define agrónomicamente como índice de cosecha.

La velocidad de flujo floemático oscila entre 30 y 150 cm h<sup>-1</sup> y la dirección de transporte de asimilados va desde las fuentes a los sitios de demanda. Las fuentes principales son generalmente las células fotosintéticas. Otros tejidos pueden tener el papel de fuentes si deben transportar productos guardados como reserva (tallos y raíces de reserva, tubérculos, semillas). Los destinos son las células de la raíz como las de frutos o las de cualquier tejido no fotosintético, que necesita sacarosa para mantener su metabolismo. Los destinos compite por los fotoasimilados, de ahí que prácticas agrícolas comunes como la poda o el raleo de frutos, destinados a eliminar competencia, ayuden al cuajado y crecimiento de los frutos restantes.

El carácter de fuente y destino de un órgano puede variar durante la ontogenia. Así por ejemplo, las hojas aún no expandidas son demandantes de productos procedentes del resto de la planta. Cuando la hoja completa su expansión y es fotosintéticamente activa, se convierte en fuente. Lo contrario ocurre con raíces napiformes. Primero son demandantes y después, durante el período de floración y fructificación, fuentes que proveen a estos órganos.

### CARGA Y TRANSPORTE FLOEMÁTICO

El movimiento de los fotosintatos desde las células del mesófilo hasta el floema se realiza por los plasmodesmos a favor de gradientes de concentración. La carga de los productos fotosintetizados desde las células del mesófilo a las células cribosas implica acoplamiento energético (en forma de ATP o de gradiente protónico), ya que en el elemento criboso la concentración es mayor, por lo cual se hace en contra de gradiente. La carga puede llevarse a cabo a través del simplasto o a través de una combinación simplasto-apoplasto (carga apoplástica). En este proceso, disminuye el potencial hídrico en el tubo criboso y hace que el agua que está entrando a la hoja por la corriente transpiratoria penetre en el tubo criboso por osmósis. Con el movimiento de agua al tubo criboso de esta fuente, la sacarosa es transportada pasivamente por el agua al destino, como una raíz de almacenamiento en donde la sacarosa es descargada del tubo criboso (Fig. 4). Este transporte a



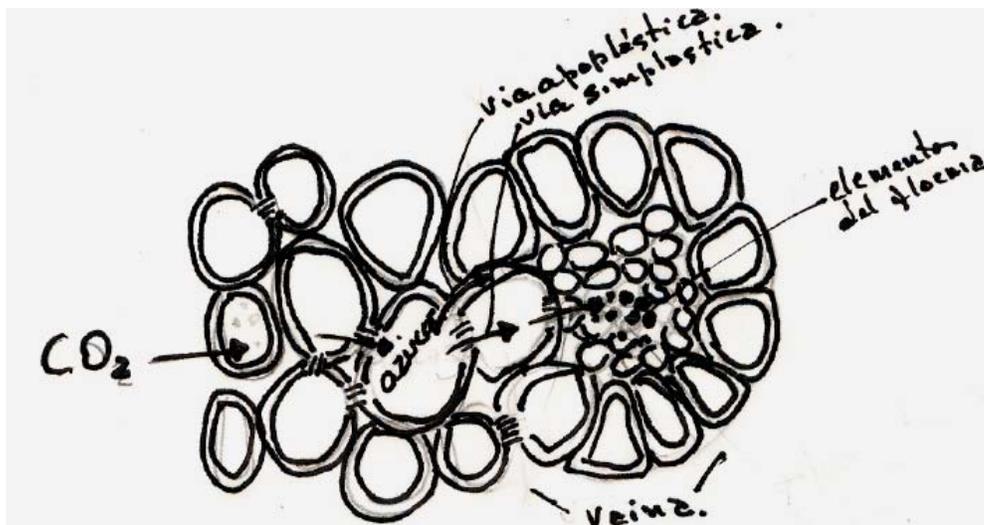
**Fig. 4.** Izquierda: modelo físico del flujo por presión (Münch). Derecha: Esquema que muestra la dirección de la solución a través del xilema y del floema a causa de la existencia de un gradiente de presión que genera un flujo de masa.

larga distancia se realiza a través de los tubos cribosos. En el destino, la extracción de sacarosa provoca un aumento del potencial hídrico en el tubo criboso y el movimiento subsiguiente del agua fuera de él. La sacarosa puede ser utilizada o almacenada, pero la mayor parte del agua regresa al xilema y recircula en la corriente de transpiración.

A diferencia del transporte por el xilema, el transporte a través del floema es un proceso que requiere energía que es dependiente de la actividad metabólica de las células del floema. Específicamente la carga del floema, es un proceso que requiere energía y que eleva el contenido de solutos en los elementos de los vasos y en las células acompañantes a niveles por sobre de aquéllos de células vecinas (Lalonde et al. 2003). El gradiente de presión entre los órganos fuente y demanda genera transporte a larga distancia, Turgeon y Medville (2004) sugieren que existen dos estrategias de carga: apoplástica y simplástica. Esta hipótesis derivada originalmente de la observación de que hay una gran variación en el número de plasmodesmos en el floema.

### Etapas en la carga floemática

En la primera etapa las triosas fosfatos formadas en el proceso de fotosíntesis se transportan desde el cloroplasto al citoplasma donde se convierten en sacarosa. En la segunda etapa la sacarosa se mueve desde las células del mesófilo hasta la vecindad de los elementos cribosos presentes en los pequeños vasos conductores de las hojas. Este transporte se realiza a través de dos o tres células en lo que se llama transporte a corta distancia. En la tercera etapa, denominada carga floemática, la sacarosa se incorpora en los elementos cribosos (Fig. 5).

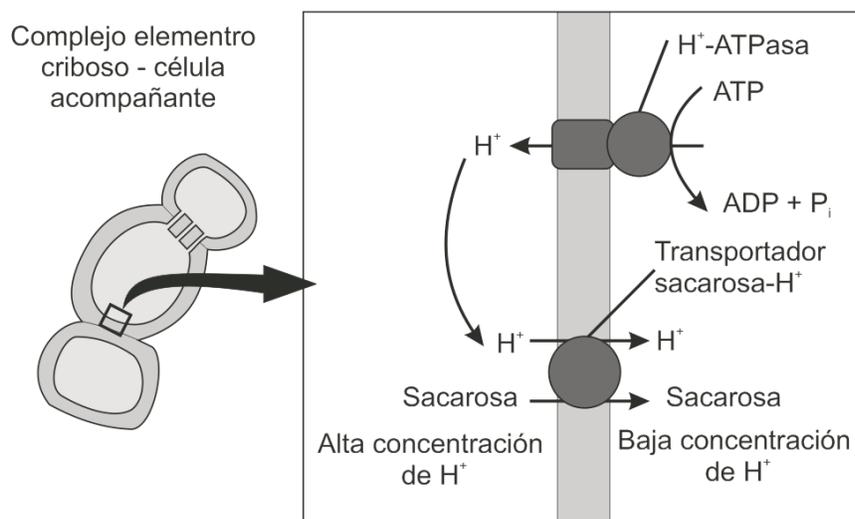


**Fig. 5.** Esquema que muestra el movimiento de los fotosintatos desde las células del mesófilo hacia el complejo elemento criboso- célula acompañante, vía apoplástica o simplástica.

En las células de los órganos foliares, los fotoasimilados se encuentran en menor concentración que las encontradas en los elementos cribosos relacionados con ellas. En la remolacha azucarera la presión osmótica de las células del mesófilo es de aproximadamente 1,3 MPa, mientras que en los elementos cribosos puede ser de 3,0 MPa. Esta diferencia se debe a la acumulación de sacarosa en los elementos cribosos. Por lo tanto la acumulación se realiza en contra de gradiente requiriendo gasto de energía metabólica (transporte activo).

El camino desde el elemento criboso hasta la célula donde el soluto se metabolizará puede ser simplástico o apoplástico, en ambos casos la descarga dependerá de la actividad metabólica. La vía de transporte desde las células del mesófilo es parcialmente apoplástica. El camino simplástico a través de los plasmodesmos también ocurre, pero en menor proporción. La sacarosa, en su mayor parte, pasa al apoplasto en el mesófilo, salida que es favorecida por la concentración de K<sup>+</sup> en el apoplasto. De allí se incorpora al simplasto en la célula acompañante o en el elemento criboso por co-transporte activo, facilitado por una ATPasa de membrana que expulsa H<sup>+</sup> y provoca la entrada

de  $K^+$  al simplasto (Fig. 6). Otras sustancias que se encuentran en menor concentración como las hormonas se cargan pasivamente.



**Fig. 6.** Esquema que muestra la localización del transportador de sacarosa y la bomba  $H^+$ -ATPasa (modificado de Taiz y Zeiger 2002).

Si los sitios de demanda son de almacenamiento, la vía preferida es la apoplástica y requiere consumo de energía en forma de ATP. En las zonas de crecimiento, la descarga es por vía simplástica, por difusión pasiva ya que la concentración de solutos es mayor en los elementos cribosos que en las células en crecimiento donde se consumen. En la planta, la sacarosa producida por la fotosíntesis en una hoja es secretada activamente a los tubos cribosos menores. Este proceso activo llamado carga del floema, disminuye el potencial hídrico en el tubo criboso y hace que el agua que está entrando a la hoja por la corriente transpiratoria penetre en el tubo criboso por osmosis. Con el movimiento de agua al tubo criboso de esta fuente, la sacarosa es transportada pasivamente por el agua a la demanda, como una raíz de almacenamiento donde la sacarosa es extraída (descargada) del tubo criboso, llamada descarga floemática. La extracción de sacarosa provoca un aumento del potencial hídrico en el tubo criboso en esa zona y se produce el movimiento fuera de él. La sacarosa puede ser utilizada o almacenada en la demanda, pero la mayor parte del agua regresa al xilema y recircula en la corriente de transpiración.

Las bases físicas para la carga del floema vía apoplasto se describe como: la sacarosa entra a los espacios de la pared celular, atraviesa las membranas plasmáticas de las células acompañantes y de los tubos cribosos mediante co-transportadores hidrogenados (Lalonde et al. 2003). Las bases físicas para la carga vía simplasto, es conceptualmente más problemática, ya que involucra el movimiento desde una célula a otra a través de plasmodesmos. El transporte activo de pequeñas moléculas a través de plasmodesmos se desconoce y la difusión contra el gradiente es imposible. Un posible mecanismo de carga simplástica con bases termodinámicas, fue propuesto por Turgeon (1991), denominado como "atrapa polímeros" que sólo se ha demostrado en plantas que transportan altas concentraciones de oligosacáridos de la familia rafinosa y probablemente otras moléculas más grandes que la sacarosa. Sin embargo, Turgeon (1996) postuló que la sacarosa difunde desde las células vasculares a células intermediarias a través de plasmodesmos, la sacarosa es convertida principalmente rafinosa y estaquiosa. Dado que estas moléculas son más grandes que la sacarosa, ellas son incapaces de atravesar los plasmodesmos por lo que se degradan en sacarosa que difunde probablemente a través de grandes plasmodesmos hacia las células cribosas y son llevadas hasta los tejidos de demanda mediante el flujo. La magnitud a la cual la planta puede usar este modelo de transporte para la liberación de sacarosa depende del número de plasmodesmos de conexión entre el complejo célula acompañante - elemento criboso y las células vecinas, sin embargo, esta característica varía entre especies. En muchas especies de

cultivo –tales como tabaco y papas– el complejo célula acompañante - elemento criboso, aún cuando tienen conexiones, la vía propuesta de carga desde el apoplasto requiere de transportadores. Recientemente han habido avances considerables en la comprensión del rol de los transportadores de sacarosa y se han identificado transportadores específicos en la carga simplástica y apoplástica del floema.

La competencia entre las distintas demandas implica que aquel que pueda provocar el mayor gradiente de presión recibirá mayor cantidad de flujo floemático y, con ello, mayor cantidad de fotoasimilados. La fuerza de una demanda es directamente proporcional a su tamaño y su actividad, aunque de forma indirecta, las hormonas vegetales también parecen jugar un papel en el control de la distribución de fotoasimilados hacia las demandas. Aunque frecuentemente se ha cuestionado esta teoría, hasta ahora, las observaciones experimentales parecen corroborarlas en angiospermas. Los cálculos realizados a partir de medidas del gradiente de presión en el estilete de áfidos indican que es suficiente para explicar la velocidad de flujo. Para ello, los poros de las placas cribosas deberían estar totalmente abiertos y la microscopia así parece indicarlo. Según el modelo, el transporte no puede ser bidireccional y, hasta ahora no se ha encontrado que lo sea.

El retículo endoplásmico es un sistema membranoso complejo formado por túbulos y sacos aplanados que se extiende a través del citoplasma (Capítulo 1). Es además un componente integral de los plasmodesmos en las plantas superiores formando los desmotúbulos que unen el retículo endoplásmico de células vecinas. De esta manera se establecen 2 vías para el transporte entre las células, la manga citoplásmica para solutos citosólicos y el desmotúbulo para moléculas asociadas al retículo endoplásmico.

En estudios acerca del intercambio de compuestos entre el elemento criboso y la célula acompañante se sugiere que el RE cumple una importante función en el intercambio entre la célula acompañante y el elemento criboso indicando que el tamaño de exclusión del poro plasmodémico tiene un límite bajo 27 kD. Este plasmodesma especializado permite una alta tasa de intercambio de moléculas asociadas al RE comparada con otros tipos de células.

### **Descarga del floema**

La descarga de fotoasintetizados desde el floema a las células demandantes implica la salida de los compuestos fotosintetizados de las células cribosas, su transporte a corta distancia hacia las células receptoras y su acumulación como reservas o su consumo. La descarga del floema también puede ser apoplástica o simplástica. La vía apoplástica está más establecida en tejidos de reserva y acumuladores, mientras que la vía simplástica predomina en células receptoras de tejidos consumidores. En semillas, donde no existe conexión celular entre los tejidos maternos y el embrión, hay primero una liberación simplástica en las cubiertas seminales y un transporte simplástico a lo largo de ellas, seguido de una liberación apoplástica a la cavidad seminal, donde son tomadas por las células del endospermo o del embrión. Durante la descarga apoplástica, la sacarosa podría metabolizarse en el apoplasto antes de entrar en la célula receptora.

La salida de los asimilados desde los elementos cribosos es la primera etapa en la serie compleja de eventos de transporte a corta distancia. Para estudiar la descarga, se debe considerar los aspectos anatómicos y fisiológicos. Los estudios disponibles indican que los elementos cribosos están conectados a las células acompañantes por abundantes plasmodesmos y que este complejo debe ser analizado como una unidad funcional, como lo está en la hoja. Los asimilados pueden dejar el complejo elemento criboso - célula acompañante (EC-CA) a través de dos vías: a través de los plasmodesmos en el parénquima de los elementos vasculares o directamente a través de la membrana plasmática.

**Descarga simplástica.** En la mayoría de las especies, el complejo EC-CA está conectado directamente al parénquima vascular por plasmodesmos. Actualmente no hay evidencia avanzada para un aislamiento simplástico de los complejos EC-CA en los tejidos de demanda. La salida de asimilados desde el complejo EC-CA por el simplasto es el modelo de menor resistencia y descarga

del simplasto en el cual un gradiente de concentración es mantenido entre los elementos cribosos y la demanda celular o tisular o por la utilización de asimilados para el crecimiento. Este modelo de descarga del floema ha sido inferido de estudios de frecuencia de plasmodesmos, la inhibición del transporte de solutos por plasmolisis de células que rodean al floema y el uso de inhibidores que bloquean la acción de transportadores de sacarosa.

**Descarga apoplástica.** La transferencia directa de asimilados a través de membrana del complejo EC-CA ha sido propuesta para diversas especies y predomina la descarga apoplástica a nivel del tallo. Esta descarga ha sido difícil de validar, especialmente en el caso de descarga apoplástica en ausencia de la cuantificación de plasmodesmos entre complejos EC-CA y tejidos contiguos.

Los fotoasimilados son descargados en toda la extensión axial del floema. Más aún, la mayor parte de los solutos y el agua transportado hacia las zonas de crecimiento apical y hacia los tejidos de reserva son liberados por translocación a través del floema ordenado axialmente en serie con floema de descarga. Así, la descarga del floema cumple el rol principal en la regulación de la translocación y partición de los solutos entre los diferentes demandas.

Por lo tanto, la descarga del floema podría servir como un determinante clave del rendimiento y productividad de los cultivos. La afirmación anterior puede ser evaluada usando la hipótesis de Munch del flujo a presión que explica el transporte a través del floema (modelo de doble osmómetro). La tasa de flujo en masa es el producto del volumen de flujo, a través de una sección transversal y de la concentración del soluto transportado. Este último está influenciado por la tasa de descarga de cada soluto móvil que atraviesa el floema en sentido axial. El impacto de la descarga del floema en la demanda terminal son restringidos a sus efectos sobre el flujo volumétrico ( $J_v$ ). Este flujo está determinado por la diferencia entre los potenciales de presión ( $\Psi_p$ ) de los elementos cribosos localizados en la fuente y en la demanda, regulado por la conductividad hidráulica ( $L$ ) de las interconexiones axiales del modelo, a través de la siguiente ecuación:

$$J_v = L (\Psi_{p(\text{fuente})} - \Psi_{p(\text{demanda})}) \quad (\text{ecuación 1})$$

Según la ecuación 1, tanto la carga del floema como la descarga en la demanda terminal puede influir en el flujo, al modificarse el gradiente de  $\Psi_p$ . Si el potencial hídrico de la savia de los elementos cribosos ( $\Psi_{EC}$ ) está en equilibrio con aquél del floema apoplástico ( $\Psi_A$ ), y dado que  $\Psi = \Psi_p + \Psi_\pi$ , luego  $\Psi_{EC}$  estará dada por:

$$\Psi_{p(EC)} = (\Psi_{p(A)} + \Psi_{\pi(A)}) - (\Psi_{\pi(EC)}) \quad (\text{ecuación 2})$$

Para condiciones de demandas terminales,  $\Psi_{p(A)}$  se considera cercano a cero (por ejemplo, en ápices de raíz, semillas y frutos en desarrollo), por lo que en flujo en equilibrio:

$$\Psi_{p(EC)} = \Psi_{\pi(EC)} - \Psi_{\pi(A)} \quad (\text{ecuación 3})$$

El pequeño volumen de los elementos cribosos y del apoplasto que lo rodea, condiciona a que  $\Psi_{\pi(A)}$  y  $\Psi_{\pi(EC)}$  sean muy sensibles a pequeños cambios en el flujo de compuestos osmóticamente activos. La sacarosa y el potasio que acompañan a los aniones representan las principales especies osmóticas translocadas por el floema. Así, la variación en la tasa de descarga del floema de estos solutos causará ajustes en  $\Psi_{p(EC)}$  (ecuación 3) y por lo tanto, influye en el flujo a través del floema y su partición entre demandas (ecuación 1). Los otros solutos móviles del floema atraviesan pasivamente mediante flujo en masa. Desafortunadamente, la información disponible sobre la descarga del floema del potasio es muy fragmentaria, por lo tanto, este Capítulo se enfoca sólo hacia la descarga de la sacarosa.

La tasa de descarga del floema es el producto del flujo de descarga y de la sección transversal a través de la cual pasa este flujo. El flujo a través de las membranas citoplasmáticas puede ocurrir por simple difusión o por difusión facilitada por portadores o canales de membrana, mientras que el flujo en masa se realiza a través de plasmodesmos. El transporte pasivo es generado por la diferencia de concentración o de presión hidrostática producida por el metabolismo y/o

compartimentalización entre células sumideras. La regulación de la energía ligada al transporte a través de membranas depende un sofisticado sistema de control. Además la conductividad posterior de los elementos cribosos modula el flujo de descarga (ver ecuaciones 4 y 5). El límite de la sección transversal está ajustada por las paredes celulares contiguas conteniendo un menor número de conexiones plasmodesmicas y, donde la descarga incluye una etapa apoplástica, el área superficial de la membrana plasmática a través de la cual ocurre el intercambio de solutos o desde el apoplasto podrían limitar el transporte. En estas condiciones, las propiedades fisiológicas y estructurales del modelo de descarga, en conjunto con el metabolismo de la demanda y la compartimentalización, influyen en la tasa de descarga del floema.

### **Modelo celular de descarga del floema**

La comprensión del modelo celular de descarga del floema es un aspecto central para alcanzar a comprender el mecanismo del proceso, en gran medida, el modelo de descarga determina los eventos claves responsables para el movimiento de solutos y de solvente desde el lumen de los elementos cribosos hacia las células demanda. Las conclusiones definitivas acerca de la naturaleza del modelo de descarga están aún en discusión. Dado que los modelos de descarga están influenciados por el desarrollo y función de la demanda y por lo tanto, es una propiedad dinámica más que estática de un tipo particular de demanda.

### **Mecanismo y control de la descarga del floema**

El movimiento simplástico incluye transporte intracelular, ordenado en serie con transporte intercelular a través de plasmodesmos. En la mayor parte de los casos, el transporte intracelular es improbable que sea limitante en células meristemáticas y en células vacuoladas. La limitante más común al transporte plasmodémico ocurre pasivamente. En estas condiciones, el flujo simplástico es regulado por las diferencias transplasmodémicas del potencial osmótico (difusión) y del potencial de presión (flujo en masa) y es regulado por la conductancia plasmodémica.

### **Difusión**

Para el transporte simplástico limitado por difusión a través de plasmodesmos, la tasa de transporte puede ser derivada a partir de la primera ley de Fick de difusión:

$$Tt = n[DA(C_{ec} - C_d) / l] \quad (\text{ecuación 4})$$

donde  $n$  es el número de plasmodesmos que ocupan la sección transversal,  $D$  el coeficiente de difusión del soluto difundiendo a través de los canales plasmodémicos,  $A$  es el área de la sección transversal de los plasmodesmos disponible para el transporte,  $C$  es la concentración de solutos en los elementos cribosos ( $ec$ ) y en las células demanda ( $d$ ) y  $l$  es la longitud del plasmodesmos.

Esta ecuación está ampliamente demostrada por la diferencia de concentración entre células productora o fuente y las receptoras o demanda. Sin embargo, dado que los azúcares parecen intercambiarse rápida y reversiblemente entre compartimentos vacuolares y citoplasmáticos, las mediciones de los niveles celulares de azúcares pueden aproximarse a las concentraciones citoplasmáticas. Sobre esta base, diferencias de concentraciones favorables pueden existir para descargas por difusión en ápices radicales de *Zea mays*, en semillas en desarrollo de trigo y en tallos maduros de *Phaseolus vulgaris*. Para ápices radiculares, la sacarosa es hidrolizada para alcanzar los tejidos más internos, y así difusión simplástica puede ocurrir como hexosas. Por lo tanto, la difusión se relaciona en menor cuantía en las demandas que acumulan sacarosa a altas concentraciones (ecuación 4). Esto se aplica a situaciones donde el transporte a través del tonoplasto en la vacuola no esta energéticamente enlazada, por ejemplo, en los tallos de la caña de azúcar.

## TRANSPORTE FLOEMÁTICO: MODELO DE FLUJO POR DIFERENCIA DE PRESIÓN

La velocidad de transporte del floema, aproximadamente  $1 \text{ m h}^{-1}$  es demasiado alta para explicar el transporte por difusión. La teoría de flujo por presión descrita por Münch (1930) parece ser la más aceptada (Fig. 4). Según esta teoría el gradiente de presión generado por osmosis, existente entre la fuente y la demanda es el causante del flujo transportador de asimilados fotosintéticos. La elevada concentración de azúcares provoca la entrada masiva de agua desde el xilema en las fuentes, provocando una presión sobre las membranas y paredes, que aumentan el potencial de presión, impulsando el agua, con los asimilados, hacia la demanda, donde la presión es menor que en las fuentes pero mayor que en el xilema; el agua sale y vuelve al xilema. La hipótesis de flujo a presión, justifica satisfactoria y prácticamente todos los datos obtenidos en estudios experimentales y estructurales del floema.

### Flujo en masa

Si la descarga del floema ocurre por flujo en masa, entonces la tasa de transporte de solutos está dada por el producto del volumen de flujo ( $F$ ), por la sección transversal del área de flujo ( $A$ ) y la concentración ( $C$ ) del soluto transportado. El flujo es obtenido por el producto de la conductividad hidráulica ( $L$ ) de los plasmodesmos, el número de plasmodesmos ( $n$ ) y de la diferencia de potencial hídrico entre los compartimentos. En el equilibrio hídrico, la diferencia entre el potencial osmótico celular ( $\Psi_{\pi(EC)}$ ) y el potencial hídrico del flujo apoplástico que lo rodea ( $\Psi_{(A)}$ ) determina el turgor celular. Así, la tasa de flujo en masa ( $Fm$ ), está dado por:

$$Fm = nL[(\Psi_{\pi(EC)} - \Psi_{(A)}) - (\Psi_{\pi(d)} - \Psi_{\pi(A)})]AC \quad (\text{ecuación 5})$$

donde  $\Psi_{\pi(d)}$  es .....

Utilizando la ley de Pouseuille (Capítulo 2), la conductividad hidráulica ( $L$ ) es:

$$L = \pi r^4 / 8 \quad (\text{ecuación 6})$$

donde  $r$ , en este caso, es el radio del plasmodesmo.

Para que ocurra flujo en masa, el plasmodesmo debe ser insensible a los cambios de potencial de presión entre células contiguas, y si es sensible a la presión, las diferencias de presión deben ser menores que la mínima que induzca cierre de plasmodesmo. En raíces, el flujo transpiratorio puede restringir la descarga por flujo en masa a los ápices radiculares. En este tejido se han medido diferencias osmóticas de 0,7 MPa entre los elementos cribosos del protofloema y las células corticales. Debido a que los potenciales hídricos del floema y de las células corticales son idénticos (i.e, están en equilibrio), la diferencia osmótica corresponde a la diferencia de potencial de presión (ver ecuación 2).

### Rol de la invertasa

La enzima ácido invertasa ha sido frecuentemente relacionada con la descarga del floema, dado que la sacarosa descargada al apoplasto es convertida a hexosas, permitiendo la salida continua de la sacarosa desde el floema. Las hexosas pueden entrar a la demanda celular donde ellas son reconvertidas a sacarosa. Tal mecanismo puede operar en varios sitios demanda-reserva. Patrick (1990), ha sugerido que la descarga apoplástica podría estar confinada a la descarga axial y a aquéllas demandas donde la descarga simplástica es incompatible con la función de demanda, tales como sitios de reserva de azúcares osmóticamente activos guardados contra el gradiente de concentración. Mientras muchos sitios demandantes poseen actividad invertasa, no hay evidencias directas que ésto ocurra en el apoplasto que rodea al complejo EC-CA. Así, aunque la invertasa apoplástica actúe en muchas demandas tisulares, la hidrólisis de la sacarosa puede no ser un pre-requisito para la descarga y consiguiente importación de azúcares en las demandas celulares.

**Control del transporte entre fuente y demandas:** La cantidad de productos transportados y las distancias que tienen que recorrer, requieren de un sistema de transporte especializado que es el floema. Estudios recientes (Lough y Lucas, 2006) han revelado la existencia de una red de

comunicación operando dentro del sistema vascular de plantas superiores. El desarrollo evolutivo de esta red refleja la necesidad de comunicar la intervención ambiental, censado por los órganos maduros hacia las regiones meristemáticas de la planta. Una consecuencia de este tipo de señales a larga distancia es que los nuevos órganos en formación podrían desarrollar propiedades optimizadas para el ambiente en el cual ellos emergen, maduran y funcionan.

### **RESUMEN**

En las plantas, para satisfacer los requerimientos del metabolismo y del crecimiento, los fotoasimilados producidos durante la fotosíntesis deben ser distribuidos desde la zona de síntesis o de almacenamiento (fuente) hacia todos los órganos que la demanden (demanda, también llamado destino o sumidero). .... por favor hacer resumen de una pagina.

Considerar la carga del floema.

El transporte por floema.

La descarga.

## Preguntas y Problemas

- 1.- Defina los tipos celulares del Floema y la función que cumple cada uno de ellos.
- 2.- Mencione las hipótesis que describen el flujo a través del floema, ¿cuál es la más aceptada y por qué?
- 3.- ¿Cuáles son las evidencias de que el transporte de asimilados transcurre por el floema?
- 4.- ¿Cómo demuestra que las células cribosas están bajo presión?
- 5.- ¿Porqué los glúcidos son transportados como disacáridos y no como monosacáridos?
- 6.- ¿Qué es lo que genera el flujo de asimilados?
- 8.- ¿Qué entiende Ud., por plasmodesmos, transporte activo, fuente, demanda, simplasto y apoplasto.
- 9.- ¿Cómo se explica el movimiento bidireccional y radial de los productos de fotosíntesis en vegetales superiores?

## Lecturas Generales

SALISBURY F & C ROSS. 1994. Fisiología Vegetal. Editorial Iberoamericana. México.  
 TAIZ L & E ZEIGER. 2006. Plant Physiology. Cuarta edición. Sinauer Associates Inc. Editores, Sunderland, MA.

## Literatura Citada

- ABOUKHALED A, A ALFARA & M SMITH. 1981. Lysimeters. FAO Irrigation and Drainage Paper N° 39. FAO, Rome.
- ARNTZEN CJ, MF HAUGH & S BOBICK. 1973. Induction of Stomatal Closure by *Helminthosporium maydis* Pathotoxin. Plant Physiology 52: 569-574. Aoki, K., Suzui, N., Fujimaky, S., Dohmae, N., Yonekura-Sakakibara, K.,
- GOULD, N., THORPE, M.R. & P.E.H. MINCHIN. 2004. Direct measurements of sieve element hydrostatic pressure reveal strong regulation after pathway blockage. Functional Plant Biology 31:987-993.
- KEHR, J., GIAVALISCO, P. & A. BUHTZ. 2005. Analysis of xylem sap proteins from Brassica napus. BMC Plant Biology 5:11.
- LALONDE, S., TEGEDER, M., THRONE-HOLD, M., FROMMER, W.B. AND J.W. LOUGH, T.J. & LUCAS W.J. 2006. Integrative plant biology: Role of phloem long distance macromolecular trafficking. Integrative Annual Review of Plant Physiology 57:203-232.
- TURGEON, R. & R. MEDVILLE. 2004. Phloem loading. A reevaluation of the relationship between plasmodesmatal frecuencies and loading strategies. 136:3795-3803.
- TURGEON, R. 1996. Phloem loading and plasmodesmata. Trends and Plant Science 1: 418-423.
- TURGEON, R. 1991. Symplastic phloem loading and the sink-source transition in leaves: a model. En (Bonnemain JL, Delrot S, Lucas W, Dainty J, eds) Recent Advances in Phloem Transport and Assimilate Compartmentation: 18–22. Ouest Editions, Nantes, France .